DOI:10.11931/guihaia.gxzw201804042

瘤足蕨属(*Plagiogyria*)植物叶柄和羽片横切面解剖学特征及分类学意义

张云 [1]，蓝疏钰 [1]，王任翔 [1,2*]，邓晰朝 [3]

(1. 广西师范大学生命科学学院, 广西 桂林 541004; 2. 珍稀濒危动植物生态与环境保护教育部重点实验室, 广西 桂林 541004; 3. 河池学院化学与生命科学系, 河池 宜州 546300)

摘要：瘤足蕨属(*Plagiogyria*)孤立存在于分类系统中，目前尚未见对其进行系统的解剖学结构比较研究的报道。本文采用光学显微镜首次对 9 种瘤足蕨属植物的叶柄和羽片横切面进行了解剖学比较研究。9 种瘤足蕨属植物在叶柄中部横切面的表皮、基本组织和中柱以及营养叶羽片的表皮、叶肉和主脉等结构特征是相似的，如叶柄中部横切面的表皮不被毛或是鳞片，表皮细胞形状呈类圆形，具有厚壁组织，中柱为周韧型维管束；营养叶羽片横切面的气孔只分布于下表皮，表皮细胞形状呈扁平状，主脉的结构类型属于周韧型维管束。在系统的演化中，瘤足蕨与桫椤科植物有一定的亲缘关系，两者既有相似的特征但也表现出一定的差异，支持瘤足蕨属是一个自然分类的观点。9 种瘤足蕨属植物叶柄中部横切面形状有梯形、椭圆形和三角形，, 叶柄中部横切面维管束的形状成 “U” 字形、“V” 字形或“品”字形；维管束数目 1 个或 3 个；维管束结构中的木质部成“八”字形、 “U”字形或“一”字形；羽片主脉下侧形成了以三角形、弧形或梯形的突起；叶柄中的木质部形态有两种，即典型的海马形状以及非典型的海马形状，其中典型的海马形状的特点为叶柄的木质部两侧都呈现弯曲成钩的形态，非典型的海马形状特点为 2 个木质部束的两侧都未出现弯曲成钩的形态或者是其中的一个木质部一端无弯曲成钩的形态，这些形态解剖特征稳定且具类群特异性，为瘤足蕨属植物的分类和系统学研究提供了新的依据。最后，依据其叶柄和羽片横切面解剖叶柄学特征列出了瘤足蕨属植物分种检索表。

关键词：瘤足蕨属，叶柄，羽片，解剖学，分类

中图分类号: Q944.56　　　　**文献标志码：** A

Anatomical characteristics and taxonomic significance of transverse sections of petiole and pinnule of *Plagiogyria*

ZHANG Yun[1], LAN Shuyu[1], WANG Renxiang[1,2*], DENG Xizhao[3]

（1. *Collegeof Life Science, Guangxi Normal University,* Guilin 541004, Guangxi, China; 2.*Key Laboratory of Ecology of Rare and Endangered Species and Environmental Protection (Guangxi Normal University), Ministry of Education,* Guilin 541004, Guangxi, China; 3. *Departerment of Chemistry and Life Science*，*Hechi University*, Yizhou 546300, Guangxi, China）

Abstract: The *Plagiogyria* is isolated in the classification system, an so far no reports about the systematic and comparative study of its anatomical structure have been published. The anatomical comparative study of the petiole and the pinnule cross-sections of 9 species of *Plagiogyria* was performed using light microscopy for the first time. The epidermis, the basic tissue and the middle column of the middle petiole transection and the epidermis, mesophyll and main vein of the vegetative leaf pinnule of 9 species of *Plagiogyria* are similar, for example, the epidermis of the transverse section of the middle petiole is not covered with hair or squamas, the epidermis is round in shape with thick-walled tissue, and the central cylinder is a amphicribral vascular bundle; the stomatas of trophyll pinnule transection are only distributed in the lower epidermis, the shape of epidermal cells is flat, and the type of the main vein belongs to the peripheral vascular bundle, which supports for the viewpoint that *Plagiogyria* is a natural taxonomy. In the evolution of the system, the *Plagiogyria* has a certain

---

基金项目：国家自然科学基金(31460049) [Supported by National Natural Science Foundation of China(31460049)]。
作者简介：张云（1994-），女，山东金乡人，硕士研究生，从事植物系统学研究,(E-mail)cnsdzy0313@163.com。
***通信作者：**王任翔，博士，教授，从事植物细胞学和系统学研究工作,(E-mail)wrx05@126.com。

relationship with the *Alsophila spinulosa* and both of them have similar characteristics and also show certain differences. However, the petiole central transverse section of 9 species of *Plagiogyria* are trapezoidal, oval or triangular. The shape of the vascular bundle including "U" shape, "V" shape or triangle. The number of vascular bundles in the central transverse section of the petiole is one or three. The arrangement of xylem in vascular bundles including "Eight" shape, "U" shape or "一" shape; The underside protuberances of the pinnule main veins are curved, triangular or trapezoidal. The xylem of the petiole has two forms: typical hippocampus and atypical hippocampus. The typical hippocampus is characterized by obvious hooks state at both ends of the xylem. The atypical hippocampus is characterized by no obvious hook state at the two ends of xylem or one of the xylems has no hook at one end. These morphological anatomical features are stable and cluster specific, providing a new reference for taxonomy and systematic studies of *Plagiogyria*. Finally, a key to the *Plagiogyria* species is given based on the anatomical characteristics of the transverse section of the petiole and the pinnule.

Key words: *Plagiogyria*, petiole, pinnule, anatomy, classification

瘤足蕨属 (*Plagiogyria*) 在亚洲的热带亚热带以及美洲的亚热带地区呈现间断形式的分布，在中国最集中分布的地区在西南部的山区。秦仁昌（1958）认为瘤足蕨属孤立存在于分类系统中，但它却是一个自然的类群，因其在以往的研究中，把瘤足蕨列入到桫椤蕨类中，又或者将其放入到凤尾蕨类以及乌毛蕨类之间，所以其在系统位置上一直都存在着许多的争议。由于在外部形态的很多原始形状方面与紫萁科相比较存在着共同之处，如不具有鳞片或真正的毛，叶脉分离，不具有真正的囊群盖等；但是它也存在一些相对于紫萁科进步的性状，如孢子囊群在其发生的起源上属于混生型，孢子囊具有斜生并且完整的环带，每个孢子囊的孢子数 64 个。因此，Gao（2011）认为在长期以来，瘤足蕨属是原始薄囊蕨纲的代表，因其总是被置于薄囊蕨类的基部，并且可能与紫萁科有一定的亲缘关系。然而，Pryer（2004)在对分子系统学和生殖生物学等的研究中认为瘤足蕨属同树蕨类也具有亲缘关系。瘤足蕨属种的分类分歧也很大。Copelan（1929）认为瘤足蕨属有 33 种，其中 23 种产自亚洲的东南部地区，其余 10 种产自处于热带中部地区的美洲。秦仁昌（1958）认为该属从形态上来说比较相似的大约存在 50 个种，其在中国的约有 32 种，产自热带中部的美洲大约存在 9 种，而澳洲北部的只存在 1 种，处于亚洲的东南部地区存在着其他的种，少数的种向西至印度北部（喜马拉雅山）。Zhang & Nooteboom（1998）只承认 11 个种，其中只有 1 种分布在新世界，其余的分布在旧世界。目前尚未见对其进行系统的解剖学结构比较研究的报道，本文以瘤足蕨属 9 种植物为标本，采用光镜对其植物体进行了系统的解剖。随后对植物体解剖结构做了比较性的研究，为后续的研究瘤足蕨属的分类以及系统学科研工作提供材料依据，并为了进一步探究植物的叶柄和羽片的解剖结构学特点及分类学具有重要的意义。

1 材料与方法

1.1 材料

研究材料为瘤足蕨属的瘤足蕨 (*Plagiogyria. adnate*)、耳形瘤足蕨 (*P. stenoptera*)、 镰羽瘤足蕨 (*P. falcata*)、峨嵋瘤足蕨 (*P. assurgens*) 、密叶瘤足蕨 (*P. pycnophylla*)、灰背瘤足蕨 (*P. glauca*) 、华中瘤足蕨 (*P. euphlebia*) 、华东瘤足蕨 (*P. japonica*) 和日本瘤足蕨 (*P. matsumureana*) 9 种（表 1），以上瘤足蕨属植物凭证标本在广西师范大学生物多样性标本馆均有存储。

表 1　瘤足蕨属 9 种植物的采集地及凭证标本

Table 1 Sources and voucher specimens of 9 sampled *Plagiogyria* species

分类群 Taxonomic group	采集地 Locality	凭证标本 Voucher
瘤足蕨 *P. adnate*	中国广西金秀 Jinxiu, Guangxi, China	P1410
耳形瘤足蕨 *P. stenoptera*	中国广西龙胜 Longsheng, Guangxi, China	P1501

镰羽瘤足蕨	中国广西金秀	P1520
P. falcate	Jinxiu, Guangxi, China	

续表 1

峨嵋瘤足蕨	中国重庆	P1601
P. assurgens	Chongqing, China	
密叶瘤足蕨	中国云南景东	P1401
P. pycnophylla	Jingdong, Yunnan, China	
灰背瘤足蕨	中国云南大理	P1510
P. glauca	Dali, Yunnan, China	
华中瘤足蕨	中国重庆南川	P1620
P. euphlebia	Nanchuan, Chongqing, China	
华东瘤足蕨	中国广西武鸣	P1530
P. japonica	Wuming, Guangxi, China	
日本瘤足蕨	日本	P1701
P. matsumureana	Japan	

1.2 方法

将叶柄中部和营养叶羽片中部材料用石蜡切片法进行制片，叶柄中部材料用刀片切成小块并切取羽片中部的材料，以FAA法对植物叶柄及营养叶羽片的中部材料进行在不同的酒精稀释浓度脱水固定。叶柄中部切片的厚度在10 μm左右，小羽片切片的厚度在20 μm左右。在对样品一系列的处理之后，随后利用番红固绿方法来对样本材料进行染色的处理。再以中性树胶材料进行封片，将样本材料制作成永久性切片样本，最后再用显微镜开始进一步的观察。

2 观察结果

叶柄中部和羽片横切面的解剖结构比较如表2和图版I所示。

表 2 叶柄中部和羽片横切面解剖结构比较

Table 2 Comparison of anatomical structures of transverse section of middle petioles and pinnule

种名 Taxon	叶柄中部 Central petiole				羽片中部 Central pinnule	图版 I
	横切面形状 Cross section shape	维管束数目 Number of vascular bundles	维管束形状 Vascular bundle shape	木质部排列形状 Xylem arrangement shape	主脉下面形状 Main vein shape	
耳形瘤足蕨 *P. stenoptera*	梯形 Trapezoidal	1 个	“U”字形 “U”shape	“U”字形 “U”shape	三角形 Triangular	3-4
镰羽瘤足蕨 *P. falcata*	三角形 Triangular	1 个	“V”字形 “V”shape	“八”字形 “Eight”shape	三角形 Triangular	5-6
峨嵋瘤足蕨 *P. assurgens*	三角形 Triangular	1 个	“U”字形 “U”shape	“U”字形 “U”shape	弧形 Curved	7-8
密叶瘤足蕨 *P. pycnophylla*	梯形 Trapezoidal	1 个	“V”字形 “V”shape	“八”字形 “Eight”shape	梯形 Trapezoidal	9-11
灰背瘤足蕨 *P. glauca*	椭圆形 Oval	1 个	“V”字形 “V”shape	“U”字形 “U”shape	梯形 Trapezoidal	12-14

华中瘤足蕨	椭圆形	1 个	“U”字形	“U”字形	弧形	15-16
P. euphlebia	Oval		“U”shape	“U”shape	Curved	
续表 2						
华东瘤足蕨	椭圆形	1 个	“V”字形	“八”字形	弧形	17-18
P. japonica	Oval		“V”shape	“Eight”shape	Curved	
日本瘤足蕨	三角形	3 个	“品”字形	“八”字形和“一”字形	梯形	19-20
P. matsumureana	Triangular		Triangle	“Eight”shape and“一”shape	Trapezoidal	

3 讨论与结论

3.1 9种瘤足蕨属植物解剖学的共同特征

如图版1所示，9种瘤足蕨属植物叶柄中部横切面结构为（1）表皮：表皮细胞分布方式较为紧凑，外面不被毛或鳞片；表皮细胞相似于圆形，而且外侧的细胞壁相对于其他细胞有稍微加厚现象。（2）基本组织：存在着大量的厚壁细胞，并且只处于表皮细胞的下方位置，由此进而构成了厚壁组织，其结构以及分布在9种瘤足蕨属植物中基本保持一致。（3）中柱：属于周韧型维管束结构类型，即韧皮部形状特点为“V”字形或者是“U”字形，并且分布于木质部的周围，外面被几层厚壁细胞包围。营养叶羽片横切面结构为（1）表皮：气孔的位置仅仅处在表皮的下方，上下表皮细胞呈现扁平状并且排列方式比较整齐。（2）叶肉：海绵组织细胞分布方式较为松散，并且细胞间距比较大，未出现较为突出的分化迹象；栅栏组织细胞分布方式较为紧凑，同样未出现较为突出的分化迹象。（3）主脉：为周韧型维管束结构，内皮层分布在维管束的外部，木质部以“一”字型分布。存在大量的厚壁细胞，并且构成了厚壁组织，具体位于表皮上方以及下方。

9 种瘤足蕨属植物在解剖结构方面表现出一定的相似性。在系统的演化中，瘤足蕨与桫椤科植物有一定的亲缘关系，将瘤足蕨与桫椤的解剖结构进行比较，但现对桫椤的叶片解剖研究较少，刘后鑫等（2015）对桫椤的叶表皮微形态进行研究，结果显示桫椤的气孔这一微形态特征只存在于下表皮，与瘤足蕨具有相似的特征；但在表皮这一方面，桫椤科植物被表皮毛，而瘤足蕨不被毛，表现出一定的差异。支持瘤足蕨属是一个自然分类群的观点。

3.2 9 种瘤足蕨属植物解剖学的区别及分类学意义

植物叶柄的解剖学结构，可成为植物属、种鉴定以及类群的划分的依据，因其为植物微形态特征其中的一部分。王秀华（2001）在东北鳞毛蕨科植物的叶柄结构方面进行解剖观察以及比较研究，主要对叶柄横切面以及叶柄木质管胞及下皮层表皮细胞进行观察。结果表明划分鳞毛蕨科植物种及属的依据，是利用其相对比较稳定的叶柄维管束数目植物遗传的特性。周凤琴等（2006）对于分布在山东的蹄盖蕨属以及假蹄盖蕨属这两种蹄盖蕨科植物利用扫描电镜以及光镜开展了形态学方面的系统性研究，其中对叶柄的形态学方面的研究可以作为2属植物分类的依据。

如表2和图版1所示，9种瘤足蕨属植物叶柄中部横切面形状不一，瘤足蕨、密叶瘤足蕨和耳形瘤足蕨呈梯形；灰背瘤足蕨、华中瘤足蕨以及华东瘤足蕨呈椭圆形；镰羽瘤足蕨、峨嵋瘤足蕨和日本瘤足蕨呈三角形。对叶柄中部的横切面进一步进行观察，其结构中的维管束数目不一，镰羽瘤足蕨、华中瘤足蕨、瘤足蕨、耳形瘤足蕨、峨嵋瘤足蕨、灰背瘤足蕨、华东瘤足蕨以及密叶瘤足蕨的叶柄中部维管束的数目只有1个，而日本瘤足蕨的有3个。维管束的形状不一样，瘤足蕨、镰羽瘤足蕨、峨嵋瘤足蕨、密叶瘤足蕨、华东瘤足蕨维管束的形状呈“V”字形；耳形瘤足蕨、华中瘤足蕨和灰背瘤足蕨的形状呈“U”字形；日本瘤足蕨的形状呈“品”字形。维管束中木质部排列的形状不一，瘤足蕨、镰羽瘤足蕨、密叶瘤足蕨、华东瘤足蕨呈“八”字形；峨嵋瘤足蕨、耳形瘤足蕨、灰背瘤足蕨和华中瘤足蕨呈“U”字形；日本瘤足蕨的有“八”字形和“一”字形两种形状。叶柄中的木质部形态有两种，即典型的海马形状以及非典型的海马形状，其中典型的海马形状的特点为叶柄的木质部两侧都呈现弯曲成钩的形态，非典型的海马形状特点为2个木质部束的两侧都未出现弯曲成钩的形态或者是其中的

一个木质部一端无弯曲成钩的形态。镰羽瘤足蕨、华东瘤足蕨、灰背瘤足蕨、密叶瘤足蕨、瘤足蕨、耳形瘤足蕨、峨嵋瘤足蕨以及华中瘤足蕨都属于典型海马型，而日本瘤足蕨属于非典型海马型。羽片主脉上表皮侧突起都为弧形，但下表皮侧突起形状不一，瘤足蕨、峨嵋瘤足蕨、华中瘤足蕨以及华东瘤足蕨呈弧形；镰羽瘤足蕨、耳形瘤足蕨呈三角形；密叶瘤足蕨、日本瘤足蕨以及灰背瘤足蕨呈梯形。

Zhang & Nooteboom（1998）把瘤足蕨属植物叶柄中部维管束的形状分为“V”字形和“U” 字形两种，同时认为有的种可能因为叶柄的大小不同有过度类型。我们对叶柄大小不同的材料比较后认为叶柄中部维管束的形状不随叶柄大小的变化而变化，“V”字形或“U” 字形比较稳定。

以上9种瘤足蕨属植物叶柄中部横切面的形状及其结构中的维管束数目和形状，维管束结构中的木质部排列形状以及羽片主脉上下表皮侧突起形状都有区别；这些性状差异在不同居群、不同植株中表现稳定，为瘤足蕨属植物的分类和系统学研究提供了新的依据。

9种瘤足蕨属植物形态解剖学特征分种检索表

1. 叶柄中部横切面有1个维管束
  2. 叶柄中部横切面三角形或梯形
    3. 叶柄中部横切面三角形
      4. 维管束为“V”字形……………………………………………………镰羽瘤足蕨 *P. falcata*
      4. 维管束为“U”字字形………………………………………………峨嵋瘤足蕨 *P. assurgens*
    3. 叶柄中部横切面梯形
      5. 维管束为“U”字形…………………………………………………耳形瘤足蕨 *P. stenoptera*
      5. 维管束为“V”字形
        6. 羽片主脉下表皮侧突起为弧形…………………………………………瘤足蕨 *P. adnata*
        6. 羽片主脉下表皮侧突起为梯形…………………………………密叶瘤足蕨 *P.pycnophylla*
  2. 叶柄中部横切面椭圆形
    7. 维管束为“U”字…………………………………………………………华中瘤足蕨 *P. euphlebia*
    7. 维管束为“V”字形
      8. 羽片主脉下表皮侧突起为三角形……………………………………灰背瘤足蕨 *P. glauca*
      8. 羽片主脉下表皮侧突起为梯形………………………………………华东瘤足蕨 *P. japonica*
1. 叶柄中部横切面有 3 个维管束…………………………………………日本瘤足蕨 *P. matsumureana*

参考文献

COPELAND EB, 1929. The fern genus *Plagiogyria* [J]. Philipp J Sci, 38: 377-417.

CHING RC, 1958. Study of *Plagiogyria* in Asia [J]. J Syst Evol, 7(2): 106-128. [秦仁昌, 1958. 亚洲大陆的瘤足蕨属 *Plagiogyria* 的研究 [J]. 植物分类学报, 7(2): 106-128.]

CAO JG, DAI XL, WANG QX, 2011. Archegonial development and oogenesis of the fern *Plagiogyria euphlebia* and their phylogenetic significance [J]. American Fern J, 101(4): 231-240.

CHING RC, 1959. Flora Reipublicae Popularis Sinicae [M]. Beijing: Science Press, 2: 85-106. [秦仁昌, 1959. 中国植物志 [M].北京：科学出版社, 2: 85-106.]

HASEBE M, WOLF P, PRYER K, et al, 1995. Fern phylogeny based on *rbc*L nucleotide sequences [J]. Amer Fern J, 85: 134-181.

LIU HX, WEI XZH, YANG RL, 2015. The leaf epidermis micromorphological observation and its taxonomic significance of six species of two genera in Cyatheaceae in China [J]. China J Trop Crop, 36(10): 1808-1813. [刘后鑫，魏学智，杨瑞林, 2015. 桫椤科 2 属 6 种植物叶表皮微形态特征及其分类学意义[J]. 热带作物学报, 36(10): 1808-1813.]

MICKEL JT, 1974. Phelytic lines in the modern ferns [J]. Ann Missouri Bot Garden, 61: 474-482.

NAYAR BK, 1970. A phylogenetic classification of the homosporous ferns [J]. Taxon, 19: 229-236.

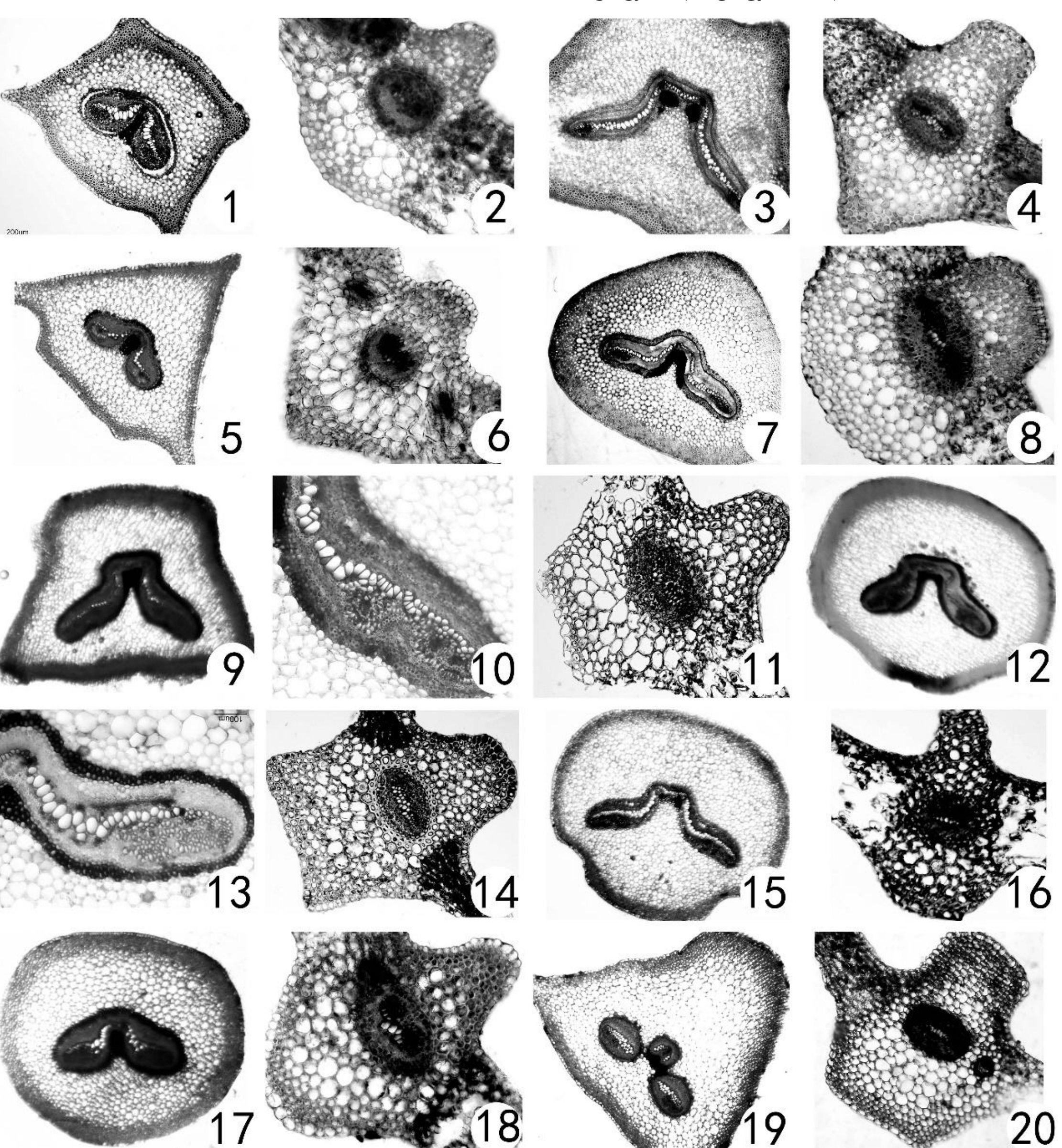
PRYER KM, Wolf PG, 2004. Phylogeny and evolution of ferns (Monilophytes) with a focus on the early leptosporangiate divergenes [J]. Am J Bot, 91: 1582-1598.

WU ZH, CHING RC, 1991. Fern Families and Genera of China [M]. Beijing: Science Press: 152-155. [吴兆洪, 秦仁昌, 1991. 中国蕨类植物科属志 [M]. 北京: 科学出版社: 152-155.]

WANG XH, 2001. A study on the leaf comparative anatomy of Dryopteridaceae in Northeast of China [J]. Bull Bot Res, (2): 202-205+322-323. [王秀华, 2001. 东北鳞毛蕨科植物叶比较解剖的初步研究 [J]. 植物研究, (2): 202-205+322-323.]

ZHOU FQ, GUO QM, TANG SHY, et al, 2006. Morphology and anatomy of two athyriaceae genera growing in Shandong [J]. Acta Bot Boreal Occident Sin, (8): 1569-1574. [周凤琴, 郭庆梅, 汤淑彧等, 2006. 山东产蹄盖蕨科 2 属植物形态解剖学的研究[J]. 西北植物学报, (8): 1569-1574.]

ZHANG XC, Nooteboom HP, 1998. A taxonomic revision of *Plagiogyria* (Plagiogyriaceae) [J]. Blumea, 43: 401-469.



注：**1-2.** 瘤足蕨；**3-4.** 耳形瘤足蕨；**5-6.** 镰羽瘤足蕨；**7-8.** 峨嵋瘤足蕨；**9-11.** 密叶瘤足蕨；**12-14.** 灰背瘤足蕨；**15-16.** 华中瘤足蕨；**17-18.** 华东瘤足蕨；**19-20.** 日本瘤足蕨。

Note：**1-2.** *P. adnate*; **3-4.** *P.stenoptera*; **5-6.** *P. falcata*; **7-8.** *P.assurgens*; **9-11.** *P.pycnophylla*; **12-14.** *P. glauca*; **15-16.** *P.euphlebia*; **17-18.** *P.japonica*; **19-20.** *P.matsumureana.*

图版 I　9 种瘤足蕨属植物叶柄中部和羽片主脉的解剖结构

Plate I　Anatomical structure of the middle part of the petiole and the main vein of the pinnule in 9 species of *Plagiogyria*